УДК 594.38

А. А. Байдашников

О ПРОИСХОЖДЕНИИ МОЛЛЮСКОВ РОДА MENTISSA

Выяснение эволюционного формирования наземных моллюсков из горно-крымского рода *Mentissa* затрудняется отсутствием палеонтологических данных. Поэтому в распоряжении этого исследования остаются фаунистические, зоогеографические и морфологические данные, а также возможности использования палеоботанических сведений, отражающих изменения в среде обитания наземных моллюсков.

Среди эндемичных родов горного Крыма (монотипические *Bilania, Thoanteus, Ramusculus* и включающий два вида *Brephulopsis*) род *Mentissa* представлен наибольшим числом видов и подвидов (Байдашников, 1990а; б; в). Этот род привлекает к себе внимание разнообразием входящих в его состав экологически очень неоднородных форм, обитающих на относительно небольшой территории горного Крыма, что связано не только с особенностями распространения представителей Clausiliidae, к которому относится род *Mentissa*.

Особенностями Clausiliidae является высокая специализация и неспособность его видов обитать на редколесных и особенно безлесных территориях равнин, по сравнению с остальными семействами наземных моллюсков. Клаузилииды, населяющие европейские равнинные леса, относятся к родам с их наибольшим видовым разнообразием в горных системах, являющихся основными источниками формирования и последующего расселения представителей данного семейства. Изменения климата в плейстоцене и снижение горных поясов способствовали расселению многих лесных клаузилиид по европейским равнинам (Лихарев, 1962). Вероятно, аналогично они могли расселяться в другие геологические эпохи, когда менялся климат. Ведь древних примитивных клаузилиид (Лихарев, 1962) тропических лесов вытесняли лесные представители иных, сформировавшихся от них, таксономических групп семейства, которые в горных регионах дифференцировались в субтропические и суббореальные формы, а последние геологические эпохи даже в немногие бореальные.

Крымский род *Mentissa* относится к подсемейству Baleinae (Nordsieck, 1979). Виды этого подсемейства широко распространены, но не образуют эндемичных родов на большей части Европы. Вместе с тем горы юго-восточной Европы являются центром видового и родового разнообразия Baleinae (Nordsieck, 1973; 1979) и, очевидно, его формирования. Существует еще второй центр такого разнообразия подсемейства — это Кавказ с ближайшими к нему территориями восточной припонтической Анатолии и северного Ирана (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1975; 1979), но там распространение представителей Baleinae уже имеет родовой эндемизм. Это обусловлено, главным образом, заметным обособлением Кавказа с ближайшими к нему территориями полуаридными и аридными регионами, непреодолимыми для клаузилиид, в отличие от гор юго-восточной Европы, окружаемых в целом лесными территориями. В аналогичной изоляции находятся также Крымские горы.

Филогенетические связи родов Baleinae выясняются по строениям раковины и гениталий, являющимися основными в систематике клаузилиид. Среди многих элементов раковины ее внешнее строение, наиболее зависимое от окружающих условий, изменяется на популяционном и видовом уровнях, а общее устройство замыкательного аппарата на родовом, и поэтому только последнее пригодно при анализе филогенетических связей раковины разных родов. Строение гениталий наименее зависимо от окружающих условий в местообитаниях клаузилиид. Поэтому

его консервативность более всего пригодна для изучения филогенетических связей родов, что использовалось также при построении системы семейства (Nordsieck, 1978; 1979).

Однако среди видов из родов Baleinae встречаются также явные параллелизмы строения гениталий. Так, облигатные петробионты имеют вагину, превышающую яйцевод по длине в два раза (иногда больше), и весьма расчлененный мужской отдел гениталий с широкой пениальной частью, например, у крымских — *Mentissa velutina* и подвидов *M. gracilicosta* (Байдашников, 1990а; в) или кавказского рода *Quadriplicata aggesta* *. Длинной вагиной и коротким яйцеводом обладают также облигатные петробионты других подсемейств, например, из карпатского рода *Alopia* (Alopiinae) (Grossu, 1981) или кавказского *Acrotoma* (Mentissoideinae) (Лихарев, 1962), но по строению мужского отдела гениталий они не сопоставимы с представителями Baleinae, отличающимися целым рядом особенностей (Nordsieck, 1978; 1979). У лесных непетробионтных видов Baleinae, наоборот, вагина в два раза короче или приближается по длине к яйцеводу и мужской отдел гениталий слабо расчленен с нешироким пенисом, как у крымского вида *Mentissa canalifera* (Байдашников, 1990а), восточноевропейских *Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana* или кавказского *Quadriplicata pumiliformis*. Аналогичное соотношение длины вагины и яйцевода наблюдается также среди примитивных лесных клаузилиид из родов других подсемейств, обитающих в субтропиках Кавказа — *Caspiophaedusa perlucens* (Phaedusinae), *Serrulina siversi* (Serrulininae) и др. (Лихарев, 1962; Nordsieck, 1978; 1979), которые среди европейско-средиземноморских клаузилиид являются наименее изменившимися потомками древних форм тропических лесов — исходных для многих современных групп семейства (Лихарев, 1962). Среди Baleinae известны также некоторые отступления от данных закономерностей, но у отдельных видов, как у обитателя карпатских лесов *Balea fallax*, у которого вагина немного превышает по длине яйцевод.

Как следует из приведенных примеров, параллеизмы в строении гениталий проходят даже через представителей одного рода. Аналогично и в большей степени проявляются параллеизмы между ними в строении поверхности раковины, причем даже у видов разных подсемейств и регионов. Примеров такого сходства гораздо больше, чем по строению половой системы. Так, крымские петробионты *Mentissa velutina, M. gracilicosta albocostata* и лесной вид *M. canalifera* (Baleinae) сходны по внешнему строению раковины соответственно с карпатским *Alopia glauca*, из Греции *Albinaria profuga* (Alopiinae) западноевропейским подвидом *Clausilia bidentata bidentata* (Clausiliinae). Это обусловлено близостью условий в местообитаниях видов разных родов и регионов, но одних экологических групп. Так, облигатные петробионты обитают преимущественно на сухих редколесных или безлесных скалах и осыпях горах, где велики температурно-влажностные колебания, и питаются в основном лишайниками. Лесные непетробионтные виды населяют подстилку, валежник и стволы деревьев в широколиственных лесах, где относительно постоянный микроклимат, и являются сапро-микофагами. Поэтому параллеизмы клуазилиид, встречающиеся нередко среди представителей одного рода, оказываются набором определенных адаптаций, среди которых строение раковины играет первостепенную роль. Однако облигатные петробионты приурочены к наиболее экстремальным условиям обитания для клаузилиид в горах засушливого климата — Средиземноморья и субсредиземноморских территорий и, как правило, эндемичны горным системам этих регионов, являясь наиболее специализированными. Очевидно, их формирование обусловило возрастание аридности в недавнем геологическом прошлом, о чем свидетельствует дизъюнктив-

---

* Виды из родов Baleinae изучены по коллекциям ЗИН АН СССР (Ленинград) или собраны и обработаны самостоятельно, как из рода *Quadriplicata*

ное распространение многих близкородственных петробионтных видов и подвидов. Лесные клаузилииды менее специализированны и населяют не только горные, но и равнинные леса, хотя их формирование и последующее расселение тоже связано с горными регионами. Поэтому морфологические особенности облигатных петробионтов должны были возникнуть независимо у разных родов и регионов на основании организации лесных предков, способных проникать в другие горные системы через равнинные леса. Из этого следует, что при выяснении филогенетических связей родов необходимо ориентироваться в основном на морфологические особенности лесных видов.

Среди Baleinae род *Mentissa* морфологически наиболее близок к восточнобалканскому монотипическому роду *Mentissella* (Nordsieck, 1973) и двум родам, тяготеющим к суббалканским *Laciniaria* и *Bulgarica* (в основном к подроду *Strigilecula*) *. Эта близость заключается в почти полном сходстве с родом *Mentisella* и частичном с родами *Laciniaria* и *Bulgarica* по наличию хорошо развитого киля и особенностям строения складок замыкательного аппарата (Байдашников, 1990а); в приближении *Mentissella rebeli* по наличию второго киля на раковине ** и расчлененного мужского отдела гениталий к петробионтам рода *Mentissa*; в сходстве лесного вида *Mentissa canalifera* с представителями рода *Laciniaria* и частично *Bulgarica* по весьма слабо расчлененному отделу гениталий с наличием пениального лигамента и соотношению длины вагины и яйцевода, причем по длине вагины и яйцевода он приближается также к *Mentissella rebeli*. Вместе с тем сходство по строению гениталий облигатных петробионтов из Крыма и восточнобалканского факультативного петробионта *Mentissella rebeli* является параллелеизмом, как и у видов других родов подсемейства, но остальные элементы морфологического сходства между этими двумя родами подтверждают их близость.

Многоликое, но частичное сходство рода *Mentissa* с названными родами свидетельствует о происхождении от общего предка, безусловно, менее специализированного и, очевидно, являвшегося лесным обитателем. Он мог сочетать некоторые общие морфологические черты современных лесных видов из названных родов. Так, строение его половой системы могло состоять из вагины, короче или приближавшейся к яйцеводу по длине, и слабо расчлененного мужского отдела гениталий с наличием пениального лигамента, например, как у *Mentissa canalifera, Laciniaria plicata* и *Bulgarica cana*, которые сохранили эти архаичные черты благодаря приуроченности к лесным (нескальным) местообитаниям. В строении замыкательного аппарата раковины он мог обладать развитой полулунной складкой, несоединявшейся с нижней палатальной, и клаузилием, лишенным выемки на своей пластинке, подобно некоторым лесным видам, как из рода *Laciniaria*. Однако к этому строению замыкательного аппарата приближаются также современные представители родов *Balea* и *Vestia*, которые тоже имеют киль на раковине и в строении половой системы короткую вагину или приближающуюся по длине к яйцеводу. Поэтому последние два рода, очевидно, также происходят от того или очень близкого предка. Их меньшая морфологическая близость, с крымским родом *Mentissa* связана с большей самостоятельностью развития, принимая во внимание, что половина видов из рода *Balea* относится к подроду *Pseudalinda*, являющемуся балкано-карпатским, как и целиком род *Vestia*. Морфологическое приближение родов *Mentissella, Laciniaria* и *Bulgarica* (преимущественно подрода *Strigilecula*) с родом *Mentissa* объясняется, пожалуй, чуть большим содержанием архаичных черт, чем

---

* Широкий европейский ареал этих двух родов в значительной мере связан с распространением восточновропейских *L. plicata, B. cana* и отчасти южно- и среднеевропейского *B. vetusta*

** У крымских петробионтов второй киль на раковине выражен слабее, чем у восточнобалканского *Mentissella rebeli* (Байдашников, 1990а)

в подродах родов *Balea* и *Vestia*. Поэтому происхождение всех этих родов от одного предка несомненно, но их формирование протекало, видимо, с разной теорриториальной и экологической разобщенностью, обусловившей отклонения от исходной организации как адаптаций к местным условиям.

Существующие ныне два центра родового разнообразия Baleinae в горах юго-восточной Европы и Кавказа с ближайшими к нему территориями, очевидно, имели связь в прошедшие геологические эпохи. Безусловно также, что происхождение родов этих двух центров связано с общим корнем. Данное подсемейство могло возникнуть в древности от переднеазиантских примитивных клаузилиид параллельно с Mestissoideinae (Nordsieck, 1975), охватывающим в основном Кавказ, северо-западный Иран, Анатолию, часть Ближнего Востока и юго-восток Европы (Nordsieck, 1979), т. е. регионы, общие с ареалами родов Baleinae. Поэтому вполне вероятно, что исходные формы рассматриваемого подсемейства расселялись с территорий, близких к современному южному Причерноморью. О времени формирования и начале расселения самых древних Baleinae можно судить из того, что восточное Средиземноморье образовалось из системы слившихся островных дуг и микроконтинентов и стало больше походить на современное лишь в конце палеогена — начале неогена (История..., 1987).

Ископаемые представители Baleinae известны из неогена Предкавказья (Лихарев, 1966; Стеклов, 1966) и плейстоцена средней Европы (Nordsieck, 1975). Это лишь подтверждает вероятное плейстоценовое расселение видов из родов подсемейства с гор юго-восточной Европы и лишний раз указывает на крайнюю бедность палеомалакологических данных по горным регионам. Обнаружение в позднем миоцене Предкавказья представителей Baleinae, обладающих чертами уже современного кавказского рода *Quadriplicata* (Лихарев, 1962; Стеклов 1966), свидетельствует, как и родовой эндемизм, о значительно более раннем появлении исходных форм подсемейства и их расселении из мест формирования. Возможно, что они широко расселились в течении олигоцена — начале миоцена на территории Ирана, Малой Азии и юго-восточной Европы, образовывавших тогда единый микроконтинент (История..., 1987). Кроме того, в то время или близкое к тому начали формироваться горные системы, где теперь распространены представители Baleinae. Так, горно-крымский участок суши с островом северо-западнее его образовался в олигоцене (Шнюков, 1989). С появлением исходных форм подсемейства на территории формирующихся гор юго-восточной Европы связано возникновение предка современных родов этого центра. Последний мог проникнуть в Крым, например, в начале миоцена (или около того), когда была временная сухопутная связь с Добруджей (История..., 1987). Этому проникновению в конце олигоцена — начале миоцена, очевидно, способствовало произрастание в Крыму и на прилегающей к нему территории лесов, очень близких к влажным субтропикам (Сябряй и др., 1983).

С миоцена в Крыму и на прилегающих территориях начала возрастать аридность и ксерофитизация растительного покрова с выпадением из него ряда тропических и субтропических элементов (Сябряй и др., 1983; Щекина, 1979). Это согласуется с глобальным изменением климата и возрастанием засушливости в Средиземноморье вследствие сокращения эпиконтинентальных морей и других причин (Квасов, 1985). Очевидно, поэтому прежнее распространение древних представителей Baleinae разобщилось и обособилось в формирующихся горных системах, где должны были сохраниться условия для произрастания лесов из-за вертикальной дифференциации климата, хотя последняя в ту эпоху была, видимо, слабее выраженной в связи с более низкой высотой гор, чем сейчас. Вместе с тем, обособление предковой формы рода *Mentissa* вызвано еще островным характером Крыма и его лишь временными су-

хопутными связями с континентом в течении неогена (Молявко, 1960). Именно поэтому род *Mentissa* ограничен только Крымом, тогда как другие роды, например, *Laciniaria* и *Bulgarica* распространены шире и охватывают в основном прилегающие к Балканам территории Баната, части Южных Карпат и Динарид, а также северо-запад Анатолии (Nordsieck, 1979).

После обособления в Крыму предок рода *Mentissa* начал развиваться самостоятельно. По-видимому, на первых этапах этого процесса от него возникла островная лесная форма, которая в дальнейшем дивергировала по двум направлениям, представленным к настоящему времени филетической линией лесного непетробионтного вида *M. canalifera* и ветвью с адаптивной радиацией петробионтов — *M. velutina* и подвиды *M. gracilicosta*. Вероятно, дивергенция островной лесной формы произошла еще в неогене, поскольку адаптивную радиацию петробионтов на разных участках Крымских гор, где почти повсеместен скальный рельеф, должны были стимулировать периодическое значительное возрастание аридности и криоксерофитизации растительного покрова в ледниковые фазы плейстоцена (Шеляг-Сосонко и др., 1980; 1987; Дидух, 1987), но на основании единой прежде пестробионтной формы (Бадашников, 1990б; в). Кроме того, на существование последней указывают морфологические черты, степень обособленности и дизъюнктивное распространение в горном Крыму современных петробионтов рода (Байдашников, 1990б; в).

Развитие рода *Mentissa* ограничилось к настоящему времени только одним лесным непетробионтным видом. По сравнению со многими лесными эндемиками на Карпатах, Балканах, Кавказе и прилегающих к ним территориях из родов одного подсемейства, эта ограниченность объясняется малой протяженностью и высотой Крымских гор со слабее выраженной вертикальной зональностью. Кроме того, бедность лесными видами рода *Mentissa* связана с возрастанием засушливости и ксерофитизация растительности Крыма, начавшихся еще с миоцена и ограничивших разнообразие лесов, а с ним и лесных моллюсков. Например, Карпаты, расположенные в более гумидной Средней Европе, разнообразнее лесами и соответственно лесными эндемиками из родов одного подсемейства (*Balea* и *Vestia*), хотя эти роды не эндемичны Карпатам. Бедность лесных и множество петробионтных видов и подвидов у рода *Mentissa* соответственно эволюции ландшафтов горного Крыма согласуются также с экологическими особенностями видов из других крымских родов (см. начало). Среди них известен только один лесной непетробионтный вид (*Bilania boettgeri*), а остальные являются обитателями скал и горных степей.

Байдашников А. А. Обзор моллюсков рода Mentissa (Gastropoda, Pulmonata) // Зоол. журн.— 1990а.— **69**, вып. 1.— С. 21—31.
Байдашников А. А. О видовой дивергенции моллюсков рода Mentissa (Gastropoda, Clausiliidae) // Вестн. зоологии.— 1990б.— N 4.— С. 3—8.
Байдашников А. А. О внутривидовых формах моллюсков рода Mentissa (Gastropoda, Pulmonata, Clausiliidae) // Зоол. журн.— 1990в.— **69**, вып. 8.— С. 19—31.
Дидух Я. П. Луга горного Крыма и история их формирования // Ботан. журн.— 1987.— **72**, 10.— С. 1346—1355.
История океана Тетис.— М., 1987.
Квасов Д. Д. Резкие изменения климата в кайнозое и их влияние на развитие фаун // Тр. ЗИН АН СССР.— 1985.— **130**.— С. 95—110.
Лихарев И. М. Клаузилииды (Clausiliidae) // Моллюски.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962.— 318 с.— (Фауна СССР; Т. 3. Вып. 4. Нов. сер., № 83).
Молявко Г. І. Неоген півдня України.— К.: Вид-во АН УРСР, 1960.— 208 с.
Стеклов А. А. Наземные моллюски неогена Предкавказья и их стратиграфическое значение // Тр. Геол. ин-та АН СССР.— 1966.— **163**.— 262 с.
Сябряй С. В., Щекина Н. А. История развития растительного покрова Украины в миоцене.— Киев: Наук. думка, 1983.— 172 с.
Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П. Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Ботанико-географический очерк.— Киев: Наук. думка, 1980.— 184 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П., Безусько Л. Г. История развития фитоценофонда Украины // Зеленая книга Украинской ССР.— Киев: Наук. думка, 1987.— С. 28—34.
Шнюков Е. Ф. Палеогеографические предпосылки поисков олигоценовых марганцеворудных проявлений в Крыму // Докл. АН УССР.— 1989.— 8.— С. 26—27.
Щекина Н. А. История флоры и растительности юга Европейской части СССР в позднем миоцене — раннем плиоцене.— Киев: Наук. думка, 1979.— 198 с.
Grossu A. V. Gastropoda Romaniae. Ordo Stylommatophora. Suprafam. Clausiliacea si Achatinacea.— Bucuresti, 1981.— 270 p.
Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XIII. Neue Balkan-Formen der Mentissoideinae und Baleinae (mit taxonomischer Revision der zugehörigen Gruppen) // Arch. Molluskenk.— 1973.— **103**, N 4/6.— S. 179—208.
Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XVI. Zur Kenntnis der Mentissoideinae und kaukasischen Baleinae // Ibid.— 1975.— **106**, N 1/3.— S. 81—107.
Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematic der Clausilien, XIX. Das System der Clausilien, I: Taxonomische Merkmale und Gliederung in Unterfamilien // Ibid.— 1978.— **109**, N 1/3.— S. 67—89.
Nordsieck H. Zur Anatomie und Systematik der Clausilien, XXI. Das System der Clausilien, II: Die rezenten europäischen Clausilien // Ibid.— 1979.— **109**, N 4/6.— S. 249—275.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 15.12.89

On the Origin of Mollusks of the Genus Mentissa. Baldashnikov A. A.— Vestn. zool., 1991, N 3.— The problem of the evolutionary formation in the Crimean montane terrestrial molluskan genus *Mentissa* is difficult to solve due to the lack of paleontological data. Zoogeographical and morphological similarities between Baleinae genera are discussed. The most archaic genitalia structure is characteristic of forest non-petrobiont *Mentissa* species, as well as some *Laciniaria* and *Bulgarica* — short, or shorter than oviduct, vagina and weakly differentiated male genitalic part with penial ligament. In specialized petrobionts, one can meet with a number of parallelisms in genitalic and shell structure, so their characters are not useful to phylogenetic considerations. Possible ways of distribution in recent genera forest ancestors are discussed. One of such genera has been formed in the Crimea, where it has diverged along a phyletic line of a forest species *M. canalifera*, and by branches of adaptive petrobiont radiation — *M. velutina* and *M. gracilicosta* sspp. The poorness of the forest and high diversity of petrobiont *Mentissa* forms is explained by progressing aridity and xerophytization of the Crimea in Miocene and Pleistocene.

УДК 594.153(282.247.32)

А. В. Корнюшин

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ НАДСЕМЕЙСТВА PISIDIOIDEA (BIVALVIA) В БАССЕЙНЕ ДНЕПРА И ВОПРОСЫ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ

Литературные данные о распространении в бассейне Днепра мелких двустворчатых моллюсков (надсем. Pisidioidea) фрагментарны. Известная монография В. И. Жадина (1952), обобщившая результаты многолетних гидробиологических исследований, в значительной степени устарела, поскольку за прошедшее время представления о систематике группы сильно изменились на всех таксономических уровнях. Более поздняя сводка А. П. Стадниченко (1984) охватывает лишь территорию Украины, причем и здесь границы распространения большинства видов не прослеживаются. Таким образом, дальнейшие исследования ареалов Pisidioidea весьма актуальны. Новые, более достоверные сведения могут внести существенные коррективы в разработанные ранее схемы районирования юго-запада европейской части СССР по пресноводной фауне (Полищук, 1975, 1985, Старобогатов, 1986).

Настоящая работа основана на обширных собственных сборах (1985—1988 гг.) по всему бассейну Днепра. Определены также сборы, любезно предоставленные други-